Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	40	165–180	München, 15. 12. 2000

Taxonomische Untersuchungen an fossilen und rezenten Arten der Gattung *Leuciscus* Cuvier (Pisces, Teleostei, Cyprinidae)

Von Neriman Rückert-Ülkümen & Renate Matzke-Karasz*)

Mit 4 Tafeln, 2 Abbildungen und 1 Tabelle

Kurzfassung

Vier Arten der Gattung *Leuciscus* (Pisces, Teleostei, Cyprinidae) wurden untersucht: *Leuciscus etilius* aus miozänen Ablagerungen aus dem Gebiet Etili-Çan (Dardanellen, Türkei) und *Leuciscus souffia agassizi, Leuciscus leuciscus* und *Leuciscus cephalus* (rezent, Süddeutschland). Der morphologische Vergleich unterstützt die ursprüngliche Zuordnung der Art *etilius* zur Gattung *Leuciscus*. Eine Zuordnung von *L. etilius* zur Untergattung *Palaeoleuciscus* Obrhelová, 1969 bzw. zur Gattung *Palaeoleuciscus* (Obrhelová) Gaudant, 1993 wird abgelehnt.

Abstract

Four species of the genus *Leuciscus* (Pisces, Teleostei, Cyprinidae) were examined: *Leuciscus etilius* from Miocene sediments from Etili-Çan (Dardanelles, Turkey) and *Leuciscus souffia agassizi, Leuciscus leuciscus* and *Leuciscus cephalus* (Modern, southern Germany). Morphological comparisons support the original integration of *L. etilius* within the genus, however, integration of *L. etilius* into the subgenus *Palaeoleuciscus* Obrhelová, 1969 or genus *Palaeoleuciscus* (Obrhelová) Gaudant, 1993 is rejected.

Résumé

Quatre espèces du genre *Leuciscus* (Pisces, Teleostei, Cyprinidae) ont été examinées: *Leuciscus etilius,* des sédiments miocènes de la région d'Etili-Çan (Dardanelles, Turquie) et *Leuciscus souffia agassizi, Leuciscus leuciscus* et *Leuciscus cephalus* (récent, sud de l'Allemagne). La comparaison morphologique soutient l'intégration originale de l'espèce *L. etilius* au genre *Leuciscus*. Une intégration de *L. etilius* au sous-genre *Palaeoleuciscus* Obrhelová, 1969, ou au genre *Palaeoleuciscus* (Obrhelová) Gaudant, 1993 est rejetée.

*) Dr. Neriman Rückert-Ülkümen & Dr. Renate Matzke-Karasz, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München.

Historischer Überblick

1960 wurde von Rückert-Ülkümen die Art *Leuciscus etilius* für einen Fund aus Etili-Çan, Türkei aufgestellt. Die Exemplare stimmten in ihrer Morphologie mit den von Cuvier 1817 beschriebenen Gattungsmerkmalen für *Leuciscus* überein. Als besondere Artmerkmale wurden herausgestellt: „Schmaler Kopf, mit dem Rücken in einer geraden Linie verlaufend, zum Maul hin durch stark gebogenes Dentale angespitzt. Praemaxillare hakenförmig, Dentale spitz. Ausgeprägt oberständige Maulöffnung. Große ovale Orbita in der Mitte des Kopfes. Das Operculum trapezförmig. (Taf.1, Fig. 2). Stark nach unten gebogene Wirbelsäule mit 36 Wirbeln, davon 17 Schwanzwirbel." (vgl. Rückert-Ülkümen 1960: 64–65, Taf. 24, Fig. 1–2 und 1963: 97, Taf. 24, Fig. 1–2; (deutsche Zusammenfassung von Rückert-Ülkümen 1960)).

1971 beschrieb Obrhelová aus dem tschechischen Miozän die Arten *Leuciscus luzicensis* und *Leuciscus socoloviensis* und stellte diese in eine von ihr 1969 neu aufgestellte Untergattung *Palaeoleuciscus*. Die Diagnose dieser neuen Untergattung beinhaltet fast ausschließlich Merkmale, welche die Gattung *Leuciscus* insgesamt charakterisierten. Wirklich neue Merkmale der Untergattung sind ein breiter, leicht gewölbter Kopf, Kaufläche des Dentale breit, Sinneskanal an Parietalien bogenförmig, Präoperculum mit langem Horizontalschenkel, Radii der Schuppen nur im hinteren Schuppenbereich.

Die Autorin ist der Meinung, daß auch die von Bronn 1828 aus dem deutschen Tertiär beschriebene Art *Leuciscus papyraceus* in die Untergattung *Palaeoleuciscus* gestellt werden könnte. Von den von ihr untersuchten rezenten *Leuciscus*-Arten zeigen die Arten *L. borysthenicus* und *L. souffia agassizi* gemeinsame „osteologische Züge" (Obrhelová 1971: 653) mit den beiden fossilen Arten der neuen Untergattung *Palaeoleuciscus*.

Nach einer ersten positiven Stellungnahme zur Untergattung *Palaeoleuciscus* Obrhelová 1969 (Paicheler , J. C., Broin, F. de, Gaudant, J. et al. 1978) veröffentlichte Gaudant 1993 eine Revision der Cypriniden des Miozäns von Pochlovice (Böhmen). Er setzte sich in dieser Arbeit in erster Linie mit den Arten *Alburnus cypridum* Laube, *Leuciscus chartaceus* Laube, *Chondrostoma bubaloides* Laube und *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* Obrhelová auseinander, welche er für Synonyme hält. Gaudant faßt diese Arten unter *chartaceus* zusammen, erhebt die Untergattung *Palaeoleuciscus* Obrhelová zur Gattung und stellt die Art *chartaceus* als Typusart in die neue Gattung *Palaeoleuciscus*.

Für die neue Gattung gibt er folgende Diagnose: „Petits Cyprinidae à tête massive. Cavité buccale oblique et relativement courte. Colonne vertébrale composée d'un maximum de 38 vertèbres. Opercule élargi dont la largeur maximale représente généralement plus de $^3/_4$ de la longueur de son bord antérieur. Dentaire pourvu d'un processus coronoïde élevé. Os pharyngiens portant deux rangées de dents pharyngiennes du type „en crochet" („Hakenzahn") disposées suivant la formule 2.(4) 5–5 (4). 2. Ecailles portant des radii uniquement sur le champ postérieur." (Kleine Cyprinidae mit massigem plumpem Kopf, Mundhöhle schräg und relativ kurz. Wirbelsäule aus maximal 38 Wirbeln zusammengesetzt. Operculum verbreitert, wobei die maximale Breite immer mindestens $^3/_4$ der Länge des Vorderrandes repräsentiert. Dentale mit einem erhöhten, kronenförmigen Fortsatz versehen. Schlundknochen trägt zwei Reihen Schlundzähne vom Typ „Hakenzahn". Zahnformel 2.(4) 5–5-(4).2. Radii der Schuppen nur im hinteren Bereich.)

Ebenfalls im Jahr 1993 erschien von Gaudant eine Neuuntersuchung der Ichthyofauna des lakustrinen Miozäns von Etili-Çan (Anatolien, Türkei) (Gaudant 1993b), in der er verschiedene Arten der Gattung *Leuciscus*, sowie die Art *Barbus bispinosus* Rückert-Ülkümen, 1960 einer Revision unterzieht.

Er untersuchte in der Sammlung der Universität Istanbul (Fak. Ing. der Geologie) auch Stücke von *Leuciscus etilius*, beruft sich schließlich aufgrund der schlechten Erhaltung der

vorhandenen Fundstücke nur auf das Stück Nr. b-122 (Taf. 2, Fig. 2). An diesem Stück bearbeitet er nur die Opercularregion. Anhand der Grundform des Operculums, welche vergleichbar ist mit der von *Palaeoleuciscus chartaceus* (LAUBE), stellt er *Leuciscus etilius* RÜCKERT-ÜLKÜMEN in die Gattung *Palaeoleuciscus*.

Da seiner Meinung nach in der Erstbeschreibung der Art keine hinreichende Diagnose gegeben wurde, liefert er eine neue Diagnose unter dem Namen *Palaeoleuciscus etilius*. Gleichzeitig bestimmt er das Exemplar Nr. b-122 zum Neotypus der Art.

Bedauerlicherweise handelt es sich bei dem von GAUDANT untersuchten Fundstück Nr. b-122 um ein Exemplar der Art *Leuciscus papyraceus*, bestimmt und bereits abgebildet in RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1960 (Taf. XV Fig. 2). Der gekrümmte Rücken, der große Kopf und die Zahl der Analflossenstrahlen entsprechen nicht den Merkmalen der Art *Leuciscus etilius*.

In der vorliegenden Arbeit wird die Anatomie von *L. etilius* anhand von Abbildungen des verschollenen Holotyps und der Paratypen detailliert beschrieben und mit den Merkmalen der rezenten Arten *L. leuciscus*, *L. cephalus* und *L. souffia agassizi* verglichen.

Die Abkürzungen auf den Textabbildungen:

A Analflosse, C Caudalflosse, Crl Crista longitudinalis, D Dorsalflosse, Hph Hämapophyse, Hy Hypuralium, Iop Interoperculum, Nph Neurapophyse, Op Operculum, P Pectoralflosse, Pop Präoperculum, Pd Prädorsalknochen, Pw Präcaudalwirbel, Sop Suboperculum, Un Uraneuralium, Uw Uralwirbel, V Ventralflosse, W Wirbel.

Systematischer Teil

Ordnung Cypriniformes

Familie Cyprinidae BONAPARTE, 1837

Gattung *Leuciscus* CUVIER, 1817
Typ.-Art: *Cyprinus leuciscus* LINNAEUS, 1758

Material: 3 fossile *Leuciscus etilius* b-27 (Taf. 1 Fig. 2), b-34 (Taf. 2, Fig. 1) aus Etili-Çan und Inv.-Nr. BSP 1980 X 10 aus Beşkonak Köyü, Kızılcahamam; 1 *Leuciscus leuciscus* (Ichthyol. Nr. 20 685-687) aus dem Ammersee; 1 *Leuciscus cephalus* (Ichthyol. Nr. 23 836), Nymphenburger Kanal, München; 1 *Leuciscus souffia agassizi* (Ichthyol. Nr. 4582-4679) aus Rosenheim. Alle rezenten Exemplare aus der Zoologischen Staatssammlung München.

Holotypus (Inv.-Nr. b-27) und Paratypus (Inv.-Nr. b-34) von *Leuciscus etilius* RÜCKERT-ÜLKÜMEN, 1960 aus dem Mittelmiozän von Etili-Çan, die im Institut Üniv. Jeol. Müh. Böl., Istanbul aufbewahrt wurden, sind verschollen. Glücklicherweise sind noch die Negative der Aufnahmen vorhanden, die die Vorlage für die Abbildungen in RÜCKERT-ÜLKÜMEN (1960: Taf. 24, Fig. 1, 2) bilden. Dies ist wichtig, da an diesen beiden Exemplaren Merkmale der Art besonders deutlich sichtbar waren.

Gattungsdiagnose *Leuciscus*:

„Mit kurzer Rücken- und Afterflosse, und ohne Bartfäden und Stachelstrahlen; (...). Wir unterscheiden sie nach der Stellung der Rückenflosse, ein Charakter, der nicht immer ganz genau ist. Bei einigen steht sie genau über den Bauchflossen." (CUVIER 1817, Übersetzung von VOIGT 1832, S. 369, 370).

Langgestreckter, seitlich leicht zusammengedrückter Körper. Maul end- bis unterständig, ohne Barteln, kurze Dorsal- und Analflossen, Dorsalflosse beginnt in Höhe der Ventralflosse; Seitenlinie vollständig, Schlundzähne zweireihig (STERBA 1990).

Beschreibung von *Leuciscus etilius* RÜCKERT-ÜLKÜMEN, 1960, (Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 1): Kleiner schlanker Fisch mit schmalem Kopf, großen Orbita und einem endständigen Maul. Die Schlundzähne sind in zwei Reihen angeordnet. Der Rücken bildet von Kopf bis Schwanz eine Gerade. Das Verhältnis Kopflänge zu Gesamtlänge beträgt 1/ 4,5. Die Dorsalflosse beginnt in Höhe der Ventralflosse, die Anwachsstelle der Dorsalflosse ist nicht eingebuchtet. Vor der Dorsalflosse 8 Prädorsalknochen. Die Analflosse befindet sich an der Ventralseite des Fisches, hinter der Dorsalflosse, die Pectoralflossen liegen ventral hinter dem Kopf. Die Wirbelzahl beträgt 36, davon gehören 17 zum Caudalteil. Die Seitenlinie reicht von Kopf bis Schwanz, ist ventralwärts gebogen und sehr deutlich zu sehen (Taf. 1, Fig. 2).

Die Untersuchung von Schuppen ist nur beschränkt möglich. An den oben angegebenen Fundstücken sind keine Schuppen erhalten. An einigen Fundstücken *L. aff. etilius*, (Inv. Nr. X 808-812), die aufgrund unvollständiger Erhaltung mit Vorbehalt bestimmt wurden, weisen die in situ vorliegenden Schuppen vorne und hinten Radii auf (Abb. 7–9 in RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1995, als *Leuciscus* sp.1).

Das trapezförmige Operculum hat eine glatte Oberfläche, und einen schräg nach hinten unten abfallenden Hinterrand. Die Schenkel des Praeoperculums bilden einen Winkel von ca. 95°. Die Sinneskanäle sind nicht sichtbar (Taf. 1, Fig. 2; Abb.1 A).

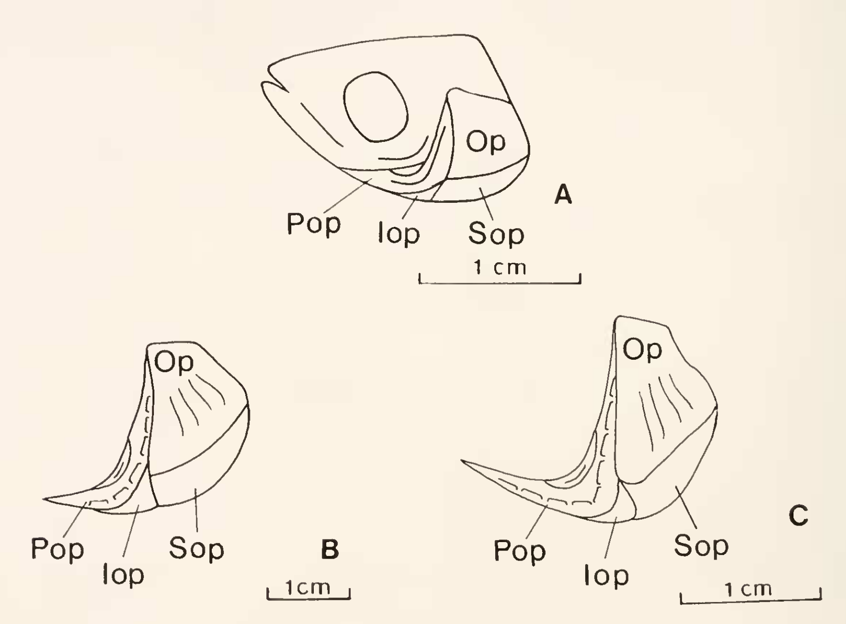


Abb. 1 Opercularapparat von drei Arten im Vergleich
A *Leuciscus etilius* aus Beşkonak Köyü,Türkei
B *Leuciscus cephalus* Nymphenburger Kanal, München.
C *Leuciscus leuciscus* Ammersee.
Der Opercularapparat von *Leuciscus etilius* wurde nach einem Stück von Beşkonak Köyü bei Ankara (Inv.-Nr. BSP 1980 X 10) gezeichnet.

Leuciscus etilius hat eine monospondyle Wirbelsäule. Der Uralwirbel weist ein nach oben gezogenes Uroneuralium (Pleurostyle) auf. Dieses hat 4 stabförmige, breite Hypuralia, die sich von oben nach unten allmählich verbreitern und das Uroneuralium unterstützen. Die danach folgenden 4 beinahe gleich großen Hypuralia bilden eine Vierergruppe, sind aber nicht

zusammengewachsen. Abbildung 2 (1980 X 10) zeigt, daß die 6. und 7. Hypuralia nicht zusammengewachsen sind. Eine Crista longitudinalis ist vorhanden (vgl. auch Tafel 3 und 4). Der letzte starke Hämalbogen (=Hämapophyse) bildet das 8. Hypurale. Die Schwanzflosse wird dorsal von 3 kräftigen Neurapophysen und ventral von 2 verstärkten Hämapophysen unterstützt (siehe Abb. 2). Sie ist homocerk, nimmt aber sekundär eine symmetrische Form an. Ab dem 5. Hypurale ist der Schwanz äußerlich gegabelt.

Die Schwanzflossen-Strahlenformel lautet C= 3.I.10-9.I.4.

(vgl. Rückert-Ülkümen (1960): 64–65, Taf. 24, Fig. 1, 2; Abb. 17 (b-27); Rückert-Ülkümen (1995): 637-638, Abb. 1, 4, 5 (Inv.-Nr. BSP 1980 X 10); Rückert-Ülkümen (1997): 710–711, Abb. 4–5 a, b (Inv.-Nr. BSP 1980 X 916 a, b).

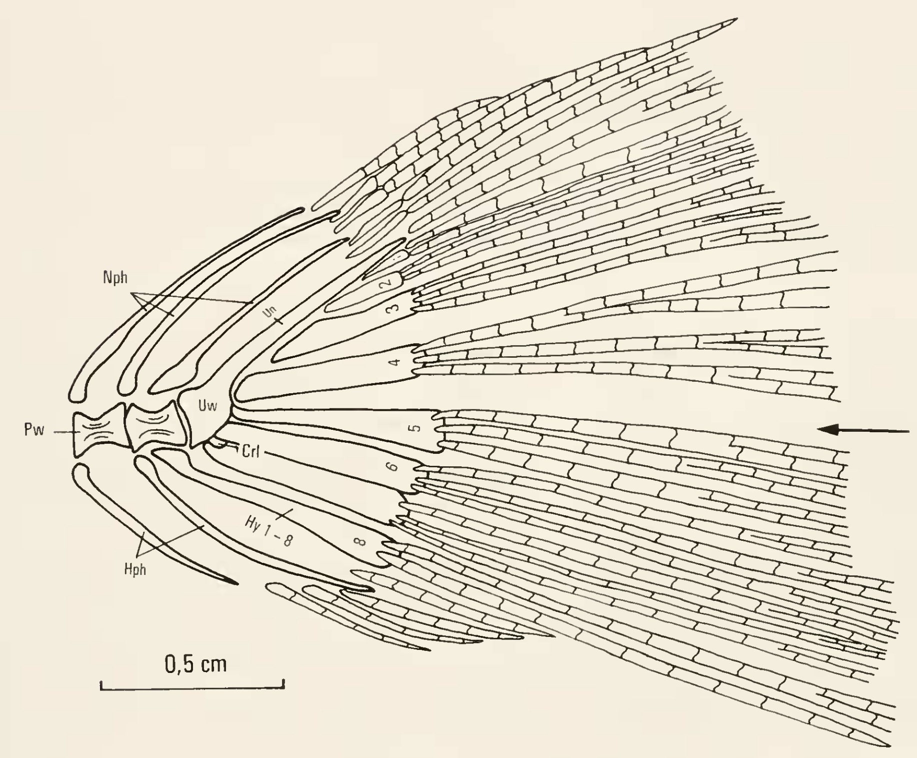


Abb. 2: Schwanzbau von *Leuciscus etilius*; gezeichnet nach einem Stück von Beşkonak Köyü bei Ankara (Inv.-Nr. BSP 1980 X 10).

Beschreibung von *L. souffia agassizi* Cuvier & Valenciennes, 1844 (Taf. 1, Fig. 1): kleiner, schlanker Fisch mit kleinem, schmalen Kopf und fast geradem Rücken. Das Verhältnis Kopflänge zu Gesamtlänge beträgt 1/5,1. Vor der Dorsalflosse 9 Prädorsalknochen. Dorsalflosse auf gleicher Höhe wie Ventralflosse. Anwachsstelle der Dorsalflosse nicht eingebuchtet. Die ventralwärts gebogene Seitenlinie reicht von Kopf bis zum Schwanz und hat 54 Seitenschuppen. Der ganze Körper ist bedeckt mit Cycloidschuppen mit feinen konzentrischen Streifen. Schuppen aus dem Bereich der Seitenlinie mit kräftigen Radii im vorderen Schuppenbereich und sehr schwachen Radii im hinteren Bereich. Schuppen aus den ventralen und dorsalen Schwanzbereichen weisen entweder nur sehr schwache oder keine Radii auf. Operculum trapezförmig, Oberrand mittig leicht eingebuchtet, hintere obere Ecke etwas stärker ausgeprägt als bei *L. etilius*, *L. cephalus* und *L. leuciscus*.

Beschreibung von *L. leuciscus* (LINNAEUS, 1758) (Taf. 1, Fig. 3; Röntgenbild Taf. 3, Fig. 1): kleiner Fisch mit schlankem Körper und einem fast geraden Rücken. Das Verhältnis Kopflänge zu Gesamtlänge beträgt 1/4,4. Vor der Dorsalflosse 7 Prädorsalknochen. Flossenanwachsstelle ist eingebuchtet. Dorsalflosse auf gleicher Höhe wie Ventralflosse. Die ventralwärts gebogene Seitenlinie reicht von Kopf bis zum Schwanz und hat 47 Seitenschuppen. Der ganze Körper ist bedeckt von 3 mm großen Cycloidschuppen mit feinen konzentrischen Streifen. Im vorderen Bereich der Schuppen befinden sich ca. 10 schwache Radii und im hinteren Bereich 5-8 starke zum Mittelpunkt verlaufende Radii.

Operculum ähnlich wie bei *L. etilius*, aber mit eingebuchtetem oberem Hinterrand. Oberfläche mit schwach divergierenden Rillen (Abb. 1 C).

Beschreibung von *Leuciscus cephalus* (LINNAEUS, 1758) (Röntgenbild Taf. 4, Fig. 1): etwas größer als *L. leuciscus*, schlanker Körper mit leicht nach oben gebogenem Körper. Das Verhältnis Kopflänge zu Gesamtlänge beträgt 1/4,5. Vor der Dorsalflosse 9 Prädorsalknochen. Flossenanwachsstelle ist eingebuchtet. Dorsalflosse auf gleicher Höhe wie Ventralflosse. Die ventralwärts gebogene Seitenlinie reicht vom Kopf bis zum Schwanz und hat 43 Seitenschuppen. Der ganze Körper ist mit 5 mm großen Cycloidschuppen bedeckt, der Schuppenbau ist wie bei *L. leuciscus*. Das Operculum ähnlich wie bei *L. leuciscus*, aber mit einem weniger eingebuchteten Hinterrand. Oberfläche mit schwach divergierenden Rillen (Abb. 1 B).

	Leuciscus etilius	***Leuciscus souffia agassizi***	***Leuciscus leuciscus***	***Leuciscus cephalus***
Dorsallinie	gerade	gerade	leicht konvex	konvex
Anwachsbereich der Dorsalflosse	nicht eingebuchtet	nicht eingebuchtet	eingebuchtet	deutlich eingebuchtet
Kopf	schmal	schmal	schmal	dick
Maul	end- bis oberständig und klein	oberständig und klein	endständig und klein	endständig und breit
Orbita	groß	klein	kleiner als bei *L. etilius*	kleiner als bei *L. etilius*
Operculum	trapezförmig	trapezförmig, Oberrand leicht eingebuchtet	trapezförmig, oberer Hinterrand leicht eingebuchtet	trapezförmig, oberer Hinterrand leicht eingebuchtet
Wirbelzahl	36 (19+17)	42	38 (20+18)	41 (24+17)
Caudalstiel	schmal, dorsal gerade	schmal, dorsal etwas konvex ventrad gebogen	schmal, dorsal etwas konvex ventrad gebogen	etwas dicker als bei *L. etilius*, dorsal etwas konvex ventrad gebogen
Caudalflossenstrahlen	C= 3.I.10-9.I.4	C= 5.I.8-9.I.6	C= 7.I.9-8.I.8	C= 9.I.9-10.I.9
Flossenstrahlenzahl	D= II/8;A=II/8; P= 10-12; V= 8	D= II/8; A= II/8; P= I/16; V=9	D= 3/7-8; A= 3/7-9; P= I/16-17; V= 2/8	D= 3/8-9; A= 3/7-8; P= I/16-17; V= 2/8
Anzahl der Prädorsalknochen	8	9	7	9

Tabelle 1: Morphologische Merkmale von *Leuciscus etilius*, *L. souffia agassizi*, *L. leuciscus* und *L. cephalus* im Vergleich.

Der Bau der Schwanzflossen von *L. leuciscus* und *L. cephalus*:

Die Röntgenaufnahmen der Schwanzflossen von *Leuciscus leuciscus* (Taf. 3, Fig. 1, 2) und *L. cephalus* (Taf. 4, Fig. 1, 2) zeigen, daß die äußerlich diphycerken Schwanzflossen bei *Leuciscus leuciscus* und *L. cephalus* im Innern einen homocerken Caudalbau haben. Die beiden Arten weisen also im Vergleich mit *Leuciscus etilius* keinen Unterschied im Bau der Schwanzflosse auf. Sie unterscheiden sich aber in der Anzahl der Flossenstrahlen:

Leuciscus leuciscus	C = 7.I.9-8.I.8
Leuciscus cephalus	C = 9.I.9-10.I.9

Diskussion

1. *Leuciscus etilius* im Vergleich mit *Leuciscus leuciscus, Leuciscus cephalus und Leuciscus souffia agassizi*

Die vier untersuchten Arten stimmen in den Diagnosemerkmalen der Gattung *Leuciscus* überein. Die Körperform, die Stellung des Maules, die Flossenformel, die Stellung der Flossen zueinander und die Flossenform entsprechen den Angaben bei Sterba (1990), ebenso die Ausbildung der Seitenlinie und die Bezahnung.

Zudem ist die trapezförmige Grundform des Operculums allen vier Arten gemein, ebenso das Vorhandensein von Prädorsalknochen, sowie mit großer Wahrscheinlichkeit die Strukturierung der Cycloidschuppen.

Im Vergleich mit den rezenten Arten steht *L. etilius* morphologisch der Art *L. souffia agassizi* am nächsten. Augenfällig ist bei beiden Arten die gerade Dorsallinie, die *bei L. souffia agassizi* nur im Bereich des Caudalstiels geringfügig von der idealen Geraden abweicht. Verbunden mit diesem geraden Dorsum ist das Fehlen jeglicher Einbuchtung im Anwachsbereich der Dorsalflosse. Typisch für beide Arten ist der sehr kleine, schmale Kopf mit einem kleinen, endständigen Maul. Die Flossenstrahlenzahlen sind für die Dorsal- und Analflossen gleich, Pectoral- und Ventralflossen jedoch unterschiedlich. Deutlich unterschiedlich ist die Größe der Orbita.

Auch *L. leuciscus* weist einen schmalen, kleinen Kopf auf und eine wenig gebogene Dorsallinie, doch ist der Anwachsbereich der Dorsalflosse eingebuchtet. *L. cephalus* fällt durch die stark gebogene Dorsallinie, den großen Kopf mit breitem, endständigen Maul und die starke Einbuchtung im Anwachsbereich der Dorsalflosse auf und ist von den untersuchten rezenten Arten morphologisch am weitesten von *L. etilius* entfernt.

*L. etilius i*st offensichtlich eine Art, die aufgrund ihrer morphologischen Merkmale in die Gattung *Leuciscus* gestellt werden kann. Sie teilt die Gattungsmerkmale mit rezenten Vertretern dieser Gattung, sowie viele Artmerkmale mit *L. souffia agassizi* und steht nur in der Ausbildung einer großen Orbita den drei untersuchten rezenten Arten gegenüber.

Es besteht keine Veranlassung, *Leuciscus etilius* einer anderen Gattung zu unterstellen.

2. Merkmale der Untergattung *Leuciscus Palaeoleuciscus* Obrhelová, 1969 im Vergleich mit denen der untersuchten *Leuciscus*-Arten

Wichtige, von Obrhelová angegebene diagnostische Merkmale für die Untergattung *Palaeoleuciscus* sind: ein breiter, leicht gewölbter Kopf, Kaufläche der Dentale breit, Sinneskanal an Parietala bogenförmig, Präoperculum mit langem Horizontalschenkel, Radii der Schuppen nur im hinteren Bereich.

Die Form der Opercula wird von OBRHELOVÁ nicht in die Untergattungsdiagnose einbezogen (OBRHELOVÁ 1971: 553).

In der Kopfform vertreten *L. etilius*, *L. leuciscus* und *L. souffia agassizi* einen schmalen Typ, *L. cephalus* dagegen weist einen eher breiten, gewölbten Kopf auf. Präoperculum bei *L. leuciscus* und *L. cephalus* mit langem Horizontalschenkel, bei *L. etilius* etwas kürzer (Abb. 1 A-C). *L. leuciscus*, *L. cephalus*, *L. souffia agassizi* und *L. etilius* (mit geringem Vorbehalt) mit Schuppenradii vorne und hinten. Zusätzlich zu den von OBRHELOVÁ angeführten Merkmalen ist festzustellen, daß alle vier untersuchten Arten Prädorsalknochen besitzen und keine Verwachsung der 6. und 7. Hypuralia aufweisen. Dies steht im Gegensatz zur Typusart der Untergattung *Palaeoleuciscus*, *L. (P.) socoloviensis* (OBRHELOVÁ 1971: Abb. 57).

In der Gegenüberstellung wird deutlich, daß *L. etilius* nicht die geforderten morphologischen Merkmale der Untergattung *Palaeoleuciscus* aufweist, sondern in diesen Merkmalen den rezenten Arten *L. leuciscus, L. souffia agassizi* und *L. cephalus* nahesteht. Es besteht daher keine Veranlassung, *L. etilius* in die Untergattung *Palaeoleuciscus* OBRHELOVÁ, 1969 zu stellen.

3. Merkmale der Gattung *Palaeoleuciscus* (OBRHELOVÁ) GAUDANT, 1993 im Vergleich mit den untersuchten Arten

Als GAUDANT 1993 die Untergattung *Palaeoleuciscus* OBRHELOVÁ zur Gattung *Palaeoleuciscus* erhob, beschrieb er für diese neue Gattung folgende Merkmale: kleine Cyprinidae mit massigem plumpem Kopf, Mundhöhle schräg und relativ kurz. Wirbelsäule aus maximal 38 Wirbeln zusammengesetzt. Operculum verbreitert, wobei die maximale Breite immer mindestens $^3/_4$ der Länge des Vorderrandes repräsentiert. Dentale mit einem erhöhten, kronenförmigen Fortsatz versehen. Schlundknochen trägt zwei Reihen Schlundzähne vom Typ „Hakenzahn“. Zahnformel 2.(4) 5–5–(4).2. Radii der Schuppen nur im hinteren Bereich. (GAUDANT 1993a: 297).

Für alle untersuchten Arten treffen (soweit überprüfbar) nur die Merkmale der Bezahnung und der Mundhöhle zu. Wirbelzahl der Arten *L. souffia agassizi* und *L. cephalus* ist höher als 38, bei *L. etilius* und *L. leuciscus* maximal 38. Ein massiger, plumper Kopf ist nur bei *L. cephalus* festzustellen. Die übrigen Merkmale der Gattung *Palaeoleuciscus* (OBRHELOVÁ) GAUDANT, 1993 treffen auf *L. etilius, L. souffia agassizi, L. leuciscus und L. cephalus* nicht zu. Die Opercula sind nicht verbreitert, sondern trapezförmig. Die Schuppen tragen mit hoher Wahrscheinlichkeit bei allen untersuchten Arten vorne und hinten Radii.

Insgesamt steht die Art *L. etilius* mit keinem der von GAUDANT geforderten Merkmale der Gattung *Palaeoleuciscus* näher als die untersuchten rezenten Arten. Es besteht daher keine Veranlassung, *L. etilius* der Gattung *Palaeoleuciscus* zuzuordnen.

4. Anmerkungen zum Merkmal ‚Schuppenradii‘

Das morphologische Merkmal ‚Vorhandensein von Schuppenradii‘ ist insbesondere bei Beschreibungen von fossilen Stücken ein unsicheres Merkmal.

Die Schuppen eines einzelnen Fischkörpers unterscheiden sich nicht nur in ihrer Form, sondern auch im Auftreten von Radii, so daß schon bei rezenten Spezies das Merkmal ‚Schuppenradii‘ differenziert werden muß. An einem fossilen Fundstück ist die Beurteilung der Schuppenmerkmale zusätzlich durch mehrere Aspekte erschwert. Ist die Schuppenerhaltung gut, und die Schuppen liegen in situ vor, ist der vordere Schuppenbereich in der Regel durch die davor liegende Schuppe überdeckt, so daß Angaben über die Morphologie des vorderen Schuppenbereiches nicht möglich sind. Liegen die Schuppen nicht in situ vor, verliert das Merkmal an Wert, da erstens nicht bekannt ist, von welcher Körperregion die Schuppen

stammen und zweitens die Möglichkeit besteht, daß es sich um Schuppen eines anderen Exemplars handelt.

In dem seltenen Fall, daß die Schuppen eindeutig in situ vorliegen und nicht von anderen Schuppen teilweise verdeckt sind, muß beachtet werden, daß die feine Streifung der Schuppen durch die Kräfte, die während der Einbettung und Fossilisation einwirken, möglicherweise abgerieben worden ist. Das Fehlen von Radii ist daher als taxonomisches Merkmal für eine rezent nicht mehr existierende Fischart eher fraglich.

5. Anmerkungen zum Merkmal ‚Stellung der Dorsalflosse in Beziehung zur Ventralflosse'

Vergleicht man die im systematischen Teil angegebenen Gattungsdiagnosen für *Leuciscus* von Cuvier 1870 (Übersetzung Voigt 1832) und Sterba 1990, fällt auf, daß Cuvier die Stellung der Dorsalflosse im Verhältnis zur Ventralflosse als möglicherweise variabel ansieht („ist nicht immer ganz genau"); Sterba geht hingegen von einer Insertion der Dorsalflosse genau über der Ventralflosse aus.

Obrhelová (1971) erwähnt als Gattungsmerkmal für *Leuciscus* „Körper schlank mit Ventralflossen, die vor der Dorsalflosse beginnen" (S. 553), diagnostiziert allerdings für *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* „Ventralflosse unter oder etwas vor der Dorsalflosse" (1971:553) und für *Leuciscus (Palaeoleuciscus) luzicen*sis „Ventralia gegen Dorsale"(1969: 49).

Offensichtlich handelt es sich hier um ein auf (Unter-) Gattungsebene variables Merkmal, selbst eine Speziesspezifität scheint unsicher (siehe *L. (P.) socoloviensis*). Zudem muß in Betracht gezogen werden, daß sich die Stellung der Flossen zueinander während der Fossilisation verändern kann. Es scheint daher nicht sinnvoll, dieses Merkmal auf (Unter-) Gattungsebene diagnostisch einzusetzen.

6. Anmerkungen zum Merkmal ‚Prädorsalknochen'

Alle vier in dieser Arbeit untersuchten Arten weisen Prädorsalknochen auf. Solche Prädorsalknochen wurden von Obrhelová in ihrer osteologischen Untersuchung (1971) nicht erwähnt. Die Tafeln der von Obrhelová untersuchten Fundstücke lassen keine Prädorsalknochen erkennen (Taf. 9, Fig. 1-4; Taf. 10, Fig. 3) und auch in den Zeichnungen fehlen sie (1971: Abb. 63, *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis*; Abb. 27, *Leuciscus (Palaeoleuciscus) luzicensis*).

Möglicherweise ist das Fehlen von Prädorsalknochen für die Untergattung *Palaeoleuciscus* spezifisch. Um dies zu klären, wären weitere Untersuchungen notwendig.

Fest steht, daß *Leuciscus etilius* wie die untersuchten rezenten Vertreter der Gattung Prädorsalknochen aufweist, was als Argument für seine Stellung innerhalb der Gattung *Leuciscus* und außerhalb der Untergattung *Palaeoleuciscus* zu werten ist.

7. Anmerkungen zur Fehlbestimmung von *Leuciscus papyraceus* (Taf. 2, Fig. 2) als *Palaeoleuciscus etilius* in Gaudant 1993b

1993 (b) untersuchte Gaudant ein als *Leuciscus papyraceus* bestimmtes Fundstück (Rückert-Ülkümen 1960 (Taf. XV, Fig. 2)) in der Annahme, ein Exemplar der Art *Leuciscus etilius* vorliegen zu haben. Aufgrund der Form des Opercularapparates dieses Fundstückes stellte er die Art *L. etilius* in die 1993a von ihm zur Gattung erhobene Untergattung *Palaeoleuciscus* Obrhelová, 1969. Das Fundstück b-122 bestimmte er zum Neotypus der Art *Palaeoleuciscus etilius* (Rückert-Ülkümen) Gaudant, 1993b.

Dieser Vorgang kann nicht akzeptiert werden. Da sich die von GAUDANT 1993b gelieferte neue Artdiagnose für *Palaeoleuciscus etilius* auf ein Fundstück von *Leuciscus papyraceus* bezieht, welches sich augenfällig von der von RÜCKERT-ÜLKÜMEN 1960 gelieferten Beschreibung von *Leuciscus etilius* unterscheidet, muß sie als ungültig angesehen werden.

Allerdings hat diese Fehlbestimmung bereits zu weiteren Mißverständnissen geführt. So stellte GAUDANT 1998 ein Fundstück eines *Leuciscus macrurus* AGASSIZ aus Serbien, bestimmt von ANDJELKOVIC (1970: 304), unter anderem aufgrund der Form des Operculums mit Vorbehalt zur Art *Palaeoleuciscus etilius.*

Um weiteren Fehlbestimmungen zuvorzukommen, verweisen wir mit Nachdruck darauf, daß *Leuciscus etilius* keiner anderen Gattung oder Untergattung zugeordnet werden sollte.

Es ist festzuhalten, daß die Gattung *Leuciscus* rezente und fossile Arten beinhaltet und seit dem Oligozän bis heute Bestand hat. Die Ökologie der rezenten *Leuciscus*-Arten zeigt, daß es sich um eine sehr tolerante und anpassungsfähige Cypriniden-Gattung handelt. Weder ökologische noch morphologische Argumente sprechen für eine Zuordnung aller extinkten *Leuciscus*-Arten zur Gattung *Palaeoleuciscus.* Eine Zuordnung zur Gattung *Palaeoleuciscus* nur aufgrund der Tatsache, daß eine *Leuciscus*-Art rezent (noch) nicht nachgewiesen ist, ist nicht akzeptabel.

Dank

Zu besonderem Dank sind wir dem Direktor von Universitätsinstitut und Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München, Herrn Prof. Dr. R. LEINFELDER, verpflichtet. Wir danken Herrn Dr. F. GLAW, Zoologische Staatssammlung München, für die Überlassung der rezenten Fische, sowie Frau M. MÜLLER, ebenfalls Zoologische Staatssammlung München, für die Anfertigung der Röntgenbilder. Herr K. DOSSOW fertigte die Zeichnungen und Tafeln an, Herr G. BERGMEIER übernahm die Fotoarbeiten; beiden danken wir herzlich.

Literatur

AGASSIZ, L. (1835-39): Recherches sur les poissons fossiles.-V (2): 1–160, 64 Taf., Abb. A–K; Neuchatel (Suisse).

ANDJELKOVIĆ, J. S. (1970): Tertiary fishes of Serbia (in serbisch).- Geol. Anali balk. Poluost., **35**: 281–365; Beograd.

CUVIER, G. (1817): Le règne animal distribué d'apres son organisaiion, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Tom **II** (Poissons), 532 S.; Paris.

GAUDANT, J. (1993a): Révision des Cyprinidae (poissons téléostéens) miocènes de Pochlovice (Boheme) et conséquences taxonomiques. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **187** (3): 289–298; Stuttgart.

GAUDANT, J. (1993b): L'ichthyofaune lacustre du Miocène d'Etili (Anatolie occidentale, Turquie): un réexamen.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1993** (6): 335–344, 9 Abb.; Stuttgart.

GAUDANT, J. (1998): L'ichthyofaune des eaux continentales miocènes de Serbie (Yougoslavie): une revision.– N. Jb. Paläont. Abh. **207** (1): 107–123; Stuttgart.

OBRHELOVÁ, N. (1969): Die Karpfenfische im tschechoslowakischen Süßwassertertiär.– Cas. Mineral. Geol., **14**: 39–52, 5 Fig.; Prag.

OBRHELOVÁ, N. (1971): Vergleichende Osteologie der Gattung *Leuciscus* (Pisces) aus tertiären Schichten der nördlichen und westlichen CSSR.– Paläont. Abh., **4**: 549–660, 80 Fig., 7 Tabl., 10 Pl.; Berlin.

PAICHELER, J. C., BROIN, F. de, GAUDANT, J., MOURER-CHAUVIRE, C., RAGE, J. C. & VERGNAUD-GRAZZINI, C. (1978): Le bassin lacustre miocène de Bes-Konak (Anatolie-Turquie): géologie et introduction à la paléontologie des Vertébrés.- Geobios **11** (1): 43– 65, 4 Taf., 6 Abb.; Lyon.

Rückert-Ülkümen, N. (1960): Trakya ve Çanakkale mıntıkalarında bulunan Neojen Balıklı formationları hakkında. Istanbul Üniv. Fen Fak. Monogr. (Tabi İlimler kısmı), **16**: 1–80, 36 Taf., 18 Abb., 3 Karten; İstanbul.

Rückert-Ülkümen, N. (1963): Tertiäre Fische aus Thrakien und Dardanellen (Türkei).– Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, (B), **28**, Fasc. 1–2: 1–108, 26 Taf., 7Abb., 3 Karten; Istanbul.

Rückert-Ülkümen, N. (1980): Fossile Fische und Frösche aus dem höheren Miozän von Zentral-Anatolien.- Sci. Rep. Fac. Sci. Ege Üniv. No: **249** (Biyoloji No 144): 1–20, 9 Taf.; İzmir.

Rückert-Ülkümen, N. (1995): *Leuciscus etilius* Rückert-Ülkümen und einige andere Cyprinidae aus dem Jungtertiär von Beşkonak Köyü (Türkei).- N. Jb. Geol Paläont. Mh., 10 : 636–645, 12 Abb.; Stuttgart.

Rückert-Ülkümen, N. (1997): Miozäne Fische von den Dardanellen, Türkei.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **12**: 703–716, 5 Abb.; Stuttgart.

Rückert-Ülkümen, N. (1998): Cyprinidae (Pisces) aus dem Jungtertiär von Alpagut-Dodurga bei Çorum (Mittelanatolien, Türkei).– Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol. **38**: 167–181, 6 Abb., 4 Taf.; München.

Sterba, G. (1990): Süßwasserfische der Welt: 1425 Fotos, 526 Zeichnungen und 73 Karten.; Jena. Berlin.

Voigt, F. S. (1832): Cuvier G. (1817): Das Thierreich, geordnet nach seiner Organisation. Als Grundlage der Naturgeschichte der Thiere und Einleitung in die vergleichende Anatomie, übersetzt und durch Zusätze erweitert (Zweiter Band, die Reptilien und Fische enthaltend); Leipzig.

Tafeln

Taf. 1

Fig. 1 *Leuciscus souffia agassizi* CUVIER & VALENCIENNES, 1844 (Ichthyol. Nr. 4582-4679) aus Rosenheim.

Fig. 2 *Leuciscus etilius* RÜCKERT-ÜLKÜMEN, 1960, Holotypus (Inv.-Nr. b-27) Miozän, aus Etili-Çan, Türkei.

Fig. 3 *Leuciscus leuciscus* (LINNAEUS, 1758), (Ichthyol. Nr. 20685-687) aus dem Ammersee.

Taf. 2

Fig. 1 *Leuciscus etilius* RÜCKERT-ÜLKÜMEN, 1960, Paratypus (Inv.- Nr. b-34) Miozän, aus Etili-Çan, Türkei.

Fig. 2 *Leuciscus papyraceus* BRONN, 1828, (Inv.-Nr. 122) Miozän, aus Etili-Çan, Türkei.

Taf. 3

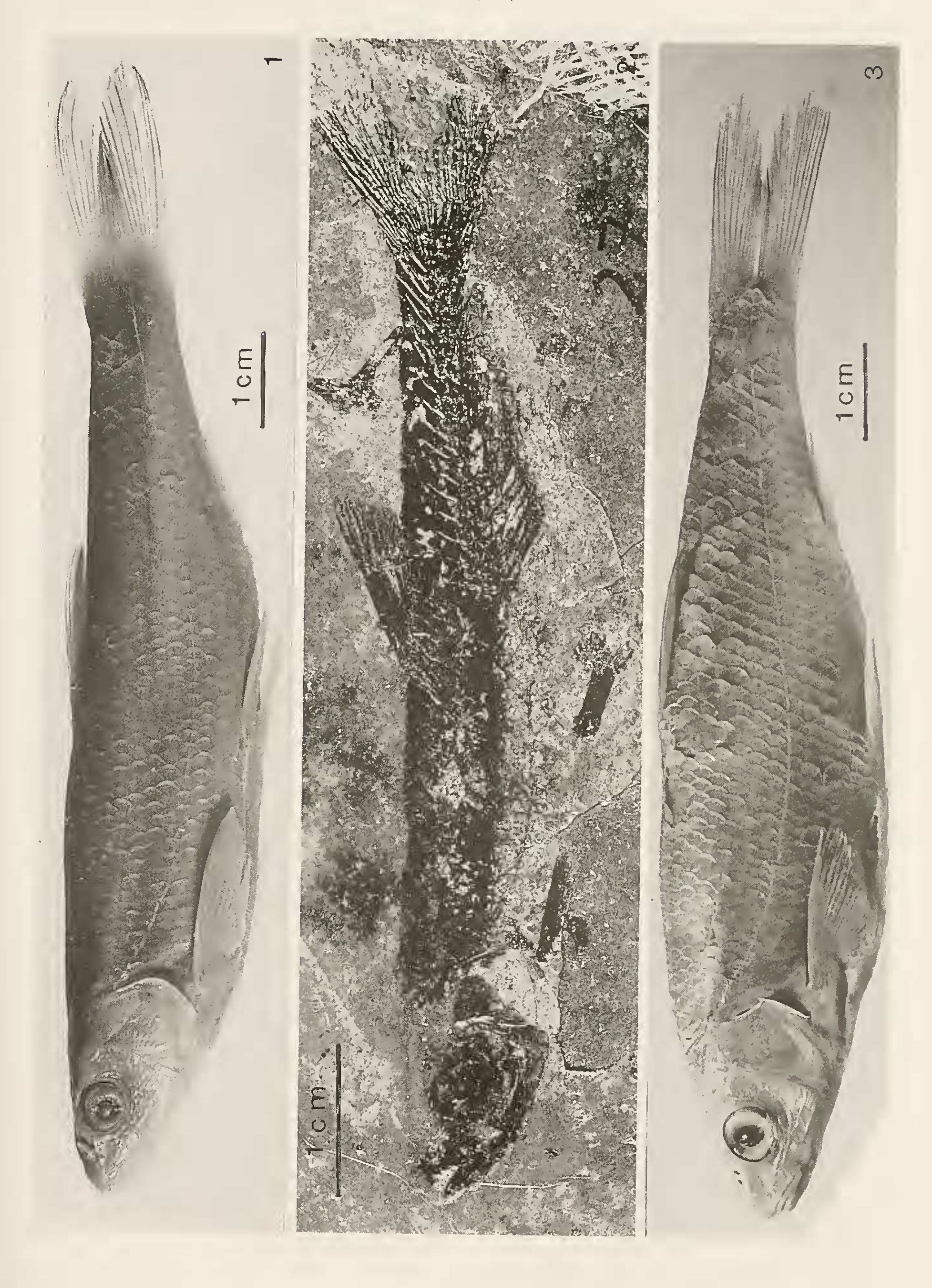
Fig. 1 *Leuciscus leuciscus* (LINNAEUS, 1758) (Ichthyol. Nr. 20685-687) aus dem Ammersee; Roentgenaufnahme

Fig. 2 *Leuciscus leuciscus* (LINNAEUS, 1758) Vergrößerung des Schwanzbereichs aus Fig.1.

Taf. 4

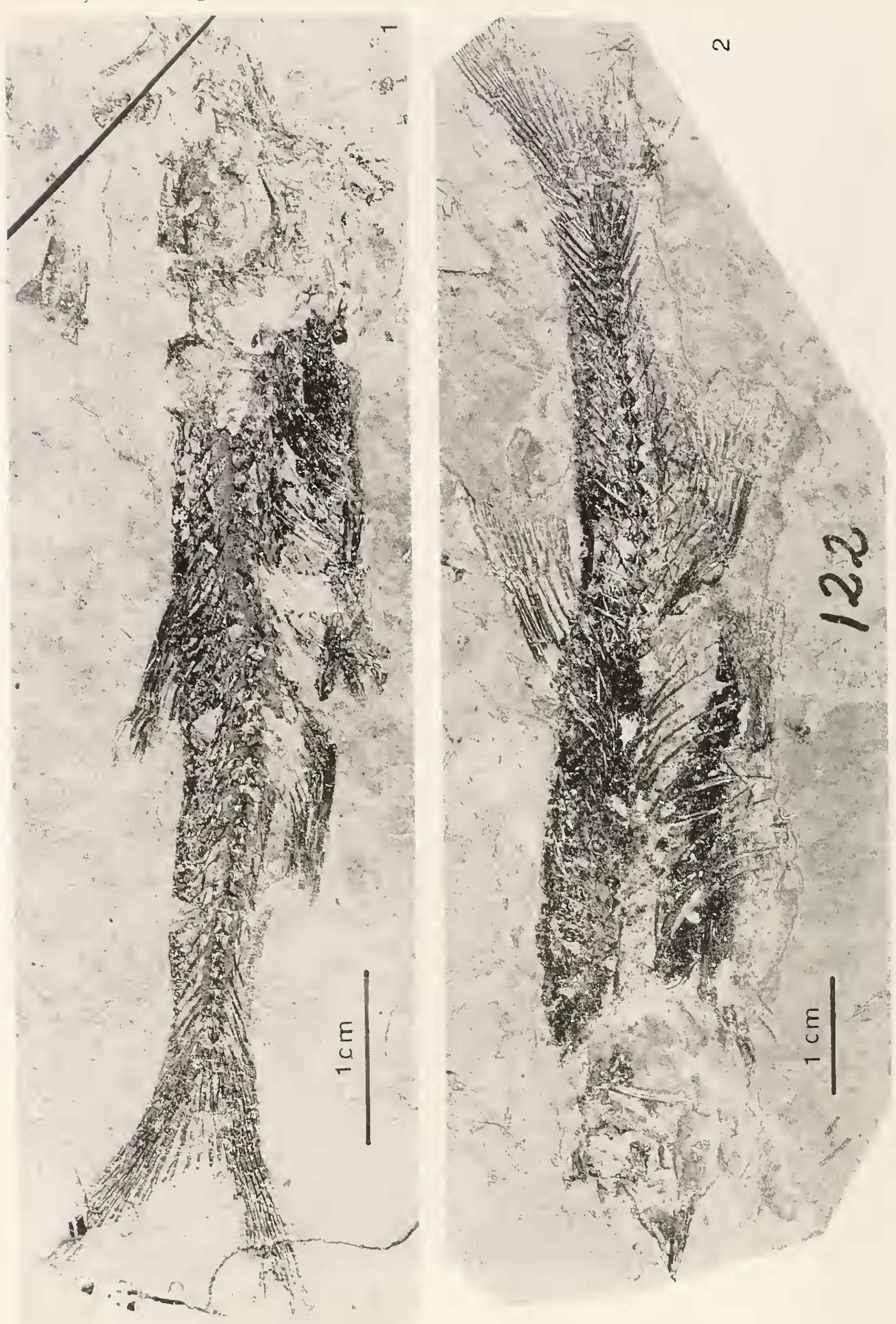
Fig. 1 *Leuciscus cephalus* (LINNAEUS, 1758) (Ichthyol. Nr. 23836) aus dem Nymphenburger Kanal, München; Röntgenaufnahme.

Fig. 2 *Leuciscus cephalus* (LINNAEUS, 1758) Vergrößerung des Schwanzbereichs aus Fig. 1.



Neriman Rückert-Ülkümen, Matzke-Karasz Renate: *Leuciscus*

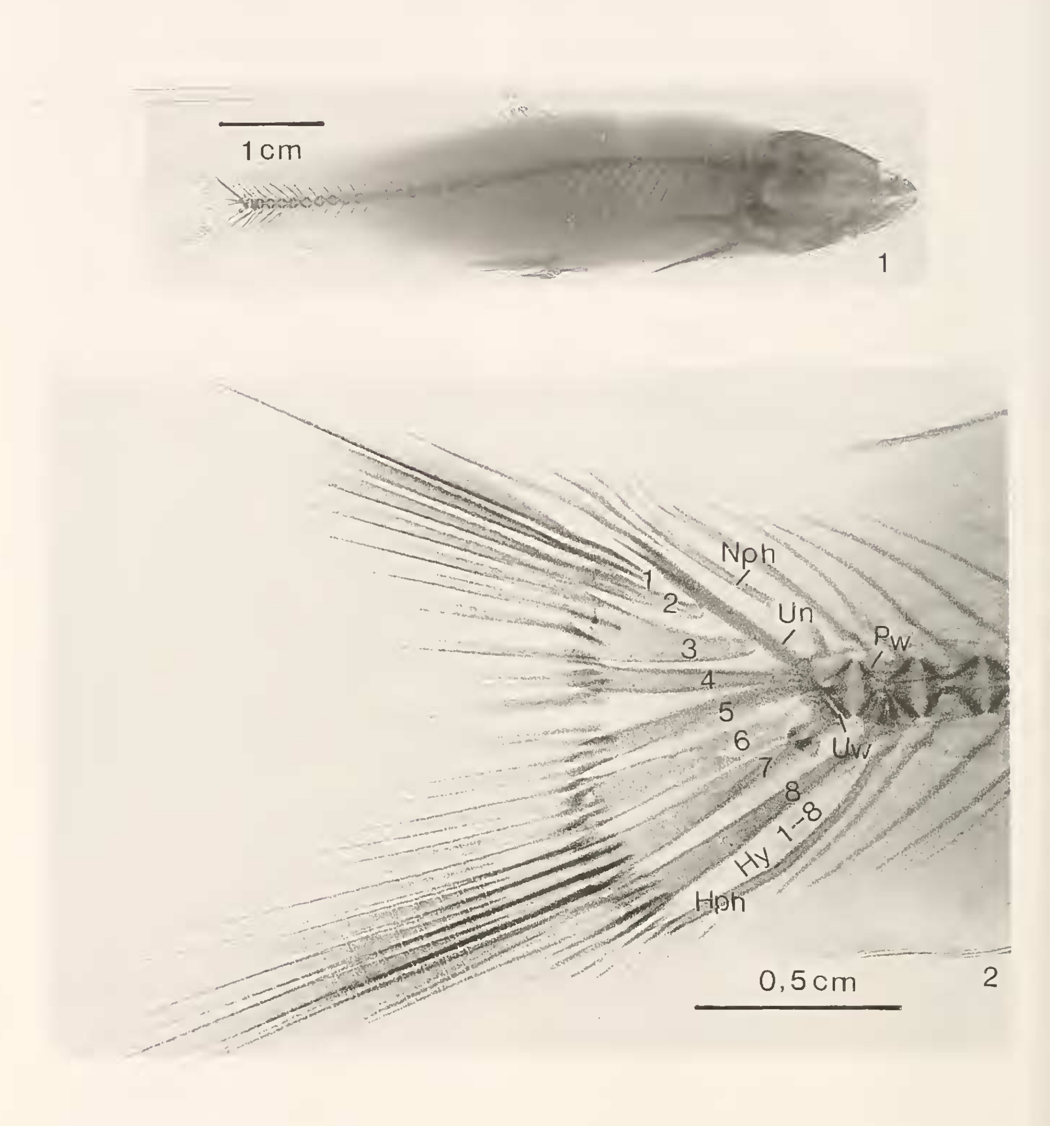
Tafel 1



NERIMAN RÜCKERT-ÜLKÜMEN, MATZKE-KARASZ RENATE: *Leuciscus*

Tafel 2


1cm
1



NERIMAN RÜCKERT-ÜLKÜMEN, MATZKE-KARASZ RENATE: *Leuciscus* **Tafel 4**